CHANGEMENTS GRADUELS DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES JUVÉNILES D'OBLADE (OBLADA MELANURA, SPARIDAE) LORS DU RECRUTEMENT

par

Philippe LENFANT & Carole OLIVE (1)

RÉSUMÉ. - Le régime alimentaire des oblades, *Oblada melanura*, capturées sur la côte catalane française en juillet 1996, a été étudié chez les juvéniles venant de recruter. Les jeunes recrues sont omnivores. Leur régime alimentaire est composé d'invertébrés, essentiellement des copépodes. La prise de nourriture a lieu pendant le jour comme chez l'adulte.

ABSTRACT. - Gradual changing of the diet of juveniles of the saddled seabream (Oblada melanura, Sparidae) during the recruitment.

Diet of saddled seabream, *Oblada melanura*, was studied in the North Western Mediterranean Sea for juveniles on the few weeks following their recruitment. Young recruits are omnivorous. Their diet is essentially composed of copepods. They feed during the day like adults.

Key-words. - Sparidae, Oblada melanura, MED, Juveniles, Diet, Circadian rythm.

Oblada melanura (Linné, 1758) est un perciforme appartenant à la famille des Sparidae. Il possède un corps oblong de couleur gris argenté, caractérisé par la présence sur le pédoncule caudal d'une grande tache noire en forme de selle bordée de blanc. Il se déplace en groupe en pleine eau à proximité de substrats rocheux ou à phanérogames marines, tels que les herbiers de posidonies, principalement dans la zone bathymétrique de 0 à 40 m. Son aire de répartition s'étend sur l'ensemble du bassin méditerranéen, en mer noire ainsi qu'en atlantique tropical et tempéré (Fischer et al., 1987). La reproduction a lieu d'avril à juin et le recrutement se produit après un séjour des larves dans la masse d'eau d'environ 4 semaines (Vigliola, comm. pers.). Les post-larves recrutent dans les zones peu profondes caractérisées par des substrats en pente douce (Harmelin-Vivien et al., 1995; Garcias-Rubies et Macpherson, 1995). Le recrutement est une phase primordiale dans la dynamique d'une population puisqu'il correspond à l'intégration de nouveaux individus à la population, chaque année indispensable au maintien de la population (Fowler et al., 1992; Doherty et Fowler, 1994). Certains auteurs considèrent que le nombre de juvéniles intégrant la population est défini par des compétitions pour l'habitat ou les ressources trophiques.

Dans cette optique, il était intéressant d'étudier le régime alimentaire des juvéniles afin de mettre en évidence d'éventuels phénomènes de compétition trophique avec d'autres espèces recrutant à la même période. Les objectifs étaient, d'une part, de suivre l'évolution du régime alimentaire des juvéniles à partir du recrutement avant leur intégration à la population adulte et, d'autre part, de connaître le rythme de prise de nourriture.

⁽¹⁾ E.P.H.E. - URA CNRS 1453, Laboratoire d'Ichtyoécologie Tropicale et Méditerranéenne, Université de Perpignan, avenue de Villeneuve, 66860 Perpignan cedex, FRANCE.

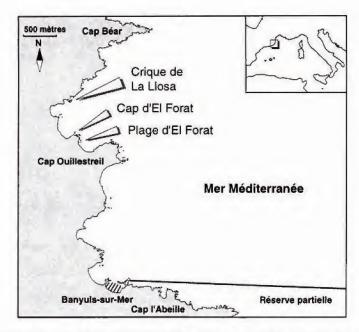


Fig. 1. - Oblada melanura. Localisation des sites d'échantillonnage. [Sampling localisations.]

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Deux stratégies d'échantillonnage ont été utilisées pour le régime alimentaire et le rythme trophique des juvéniles d'oblades. L'ensemble des prélèvements a été effectué en apnée à l'aide d'épuisette à maille très fine. Après leur capture, les oblades ont été conservées dans l'alcool 70° jusqu'au traitement. Elles ont été mesurées (longueur standard, Lst, en mm), pesées (en mg) et réparties par classe de taille. Nous avons retenu 6 classes: 8-9 mm, 9-10 mm, 10-11 mm, 11-12 mm, 12-13 mm et 13-14 mm. Les estomacs ont été vidés et les proies ingérées identifiées à la loupe binoculaire jusqu'au niveau spécifique lorsque le degré de digestion le permettait. Les proies ont été regroupées en grandes unités taxinomiques.

Régime alimentaire

Les juvéniles d'oblades ont été capturés durant trois semaines après le début du recrutement. Les prélèvements ont été réalisés dans une zone proche de Banyuls-sur-Mer (côtes méditerranéennes françaises) entre 10 et 11h du matin (TU+2), à raison de trois prélèvements par semaines. A chaque prélèvement, 19 individus ont été capturés les 4 et 8 juillet 1996 et 20 individus les 11, 15, 18 et 23 juillet 1996. L'échantillonnage total comprend donc 118 individus. Trois sites (La Llosa, Cap d'El Forat et Plage d'El Forat) exposés différemment à la houle et présentant des substrats différents ont été retenus pour cette étude, afin d'avoir un suivi régulier du régime alimentaire, quelles que soient les conditions météorologiques (Fig. 1). Le pourcentage en nombre d'un taxon de proie (Cn%) et l'indice de fréquence d'un taxon de proie (f) ont été utilisés pour décrire la diversité du régime alimentaire:

- le pourcentage en nombre d'un taxon de proie:

$$Cn\% = \frac{Nj}{Nt} \times 100$$

- l'indice de fréquence d'un taxon de proie:

$$f = \frac{n}{N'} \times 100$$

avec n = nombre d'estomacs contenant cette proie; N' = nombre total d'estomacs pleins examinés; Nj = nombre total d'individus d'une même proie; Nt = nombre total de proies.

Rythme trophique

Des prélèvements de dix individus ont été réalisés toutes les 4h pendant 24 heures sur un même site, afin de déterminer la période de plus grande activité trophique. Le suivi a été réalisé une seule fois entre le 18 juillet (10h30 Tu+2) et le 19 juillet 1996 (10h TU+2) et concerne au total 70 individus. Pour le traitement des données, nous avons utilisé le coefficient suivant:

- coefficient de vacuité en pourcentage:

$$Cv\% = \frac{N_V}{N} \times 100$$

avec Nv = nombre d'estomacs vides; N = nombre total d'estomacs examinés.

Etant donné le faible nombre d'estomacs totalement vides, nous avons considéré arbitrairement comme estomacs vides les estomacs ayant un nombre de proies inférieur à 2% et à 5% du nombre maximum de proies observées sur l'ensemble des individus. Nous les avons notés respectivement Cv2% et Cv5%.

RÉSULTATS

Régime alimentaire

Le régime alimentaire est très spécifique et majoritairement composé de copépodes dans les stations à dominance de fond rocheux (La Llosa et le Cap d'El Forat). Le pourcentage de copépodes par estomac (Cn%) varie respectivement de 88,1 à 99,4 et de 89,3 à 93,3 à La Llosa et au Cap d'El Forat (Tableau I). Dans la station à substrat meuble (la plage d'El Forat), la dominance des copépodes est moins marquée puisque que leur Cn% ne dépasse pas 70,0. Cette diminution de copépodes dans les contenus stomacaux se fait essentiellement au profit des caprelles.

Les autres proies n'apparaissent qu'épisodiquement dans les inventaires mais contribuent néanmoins à une diversité relativement importante. Certains embranchements sont représentés au stade adulte dans la méiofaune (crustacés, annélides, mollusques, nématodes), d'autres uniquement au stade larvaire (ascidies, annélides, crustacés). Chez certains individus, des débris de poisson non encore digérés (têtes) ont été identifiés, grâce à la pigmentation, comme des restes d'oblades.

La diversité en taxons de proies ingérées augmente avec la taille des individus. Le nombre de taxons est faible pour la classe de taille 8-9 mm (entre 2 et 3) quelle que soit la station (Tableau I). Pour les classes de tailles supérieures, le nombre de taxons différents

Tableau I. - Oblada melanura. Régime alimentaire, importance numérique d'un taxon dans les contenus stomacaux (en pourcentage, Cn%) et probabilité de rencontre d'un taxon dans les contenus stomacaux (fréquence de présence, f, entre paranthèses) par classe de taille pour chaque station d'échantillonnage (N: nombre d'individus). [Diet, numerical importance of prey taxon in stomachs (in percentage, Cn%) and probability to meet a prey taxon in stomachs (frequency of presence, f, between parenthesis) by size class for each station sampled (N: individual number).]

Taille (mm)	[8-9]	[9-10]	[10-11]	[11-12]	[12-13]	[13-14]
N	17	23	23	12	3	0
Crustacés: Copépodes	99,4 (100)	90,6 (100)	92,6 (100)	88,5 (100)	88,1 (100)	
Ostracodes	+	1,9 (9)	0,3 (9)	2,1 (25)		-
Amphipodes	-	0,5 (4)	0,2 (4)	-		-
Mysis		1.4 (9)		-		-
autres	-	2,3 (13)	-	-		
Annélides			0,7 (13)			
Larves: Ascidies		-	2,4 (35)	3.0 (33)	10,2 (67)	
Annélides		0.9 (9)	-	0,4 (8)	-	-
Crustacés		0,9 (9)	2,9 (30)	3,8 (42)	1.7 (33)	-
Masses digérées	0.6 (6)	0,5 (4)	0,2 (4)	1.7 (9)	2	
Oeufs		0,9 (9)	0.7 (13)			
Poissons: oblades			0,3 (9)	0.4 (9)	-	-

Taille (mm)	[8-9] 1	[9-10]	[10-11] 7	[11-12]	[12-13]	[13-14] 1
Ostracodes	4,3 (100)	2,2 (50)	2.4 (57)	1.3 (75)	1,6 (80)	1,9 (100)
Amphipodes (caprelles)		4,4 (100)	4,4 (57)	3.1 (75)	3.1 (20)	4.4 (100)
Annélides			1,5 (43)	-	0,3 (20)	
Nématodes	+	-		-	0.3 (20)	-
Mollusques			0.5 (14)	-		
Larves: Ascidies	4,3 (100)		1,0 (29)	2,2 (75)	1,2 (40)	3,1 (100)
Annélides	£	-	0,5 (14)	0,4 (25)		
Masses digérées			0,5 (14)	0,9 (50)	0,3 (20)	

Taille (mm)	[8-9]	[9-10]	[10-11]	[11-12] 6	[12-13]	[13-14]
Ostracodes			-		1,1 (50)	2,7 (50)
Amphipodes (caprelles)	57,9 (100)	29,0 (100)	32,9 (100)	38,7 (100)	28,7 (100)	31,5 (50)
Amphipodes (autres)		•	0.8 (17)			
Larves: Ascidies		1,0 (33)	1,1 (17)	-	1,1 (50)	2,7 (100)
Masses digérées				-	1,1 (50)	
Poissons: oblades						2,7 (50)

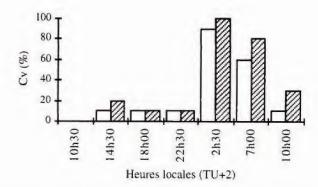


Fig. 2. - Oblada melanura. Rythme trophique et index de vacuité (Cv%) en pourcentage pour les prélèvements de 24 heures, en considérant comme estomacs vides, les estomacs présentant moins de 2% et 5% du nombre maximum de proies observées, notés respectivement Cv2% et Cv5%. [Trophic rythm and vacuity index (Cv%) in percentage for 24 hours sampling considering empty stomach, stomach with less of 2% and 5% of maximum number of observed prey, notified respectively Cv2% and Cv5%.]

est supérieur pour la station de substrat meuble (entre 3 et 5) et pour les stations à substrat rocheux (entre 3 et 9), témoignant d'une augmentation de la diversité des captures. D'un point de vu numérique, les copépodes restent en permanence fortement majoritaires dans les stations à substrat rocheux (Cn% > 88). Ils sont présents chez tous les individus, quelle que soit la taille (f = 100) (Tableau I). Pour les autres taxons, les Cn% sont majoritairement faibles et dépassent rarement l'unité. Pour la station à dominance de substrat meuble (plage d'El Forat), les caprelles sont en proportion comparables aux copépodes (Cn% variant de 28,7 à 57.9) et sont omniprésentes dans les estomacs (f variant de 50 à 100) (Tableau I). Les autres taxons n'apparaissent qu'épisodiquement. L'étude n'a porté que sur le nombre d'individus présents dans l'estomac et n'a pas pris en compte le poids des proies étant donné leur petite taille (inférieure au mm sauf pour les mysis, supérieure au mm). L'importance des mysis est donc sous-estimée mais ceci ne modifie pas fondamentalement les résultats car elles ne sont trouvées que dans un seul site (La Llosa) et dans seulement 9% des individus d'une seule classe de taille (9-10 mm).

Rythme trophique

Le rythme trophique suit un cycle nycthéméral fortement marqué. Même si les données ne correspondent qu'à un seul répliquat ne permettant pas de calculer la variabilité des observations, le signal est nettement apparent grâce au nombre relativement important d'individus échantillonnés (70). Le minimum d'estomacs vides (Cv%) est observé à 10h30 et le maximum à 2h30 le matin pour les deux indices (Cv2% et Cv5%) (Fig. 2). Les juvéniles s'alimentent essentiellement le jour. Le nombre de proies varie entre 2 et 225 par estomac le jour. La nuit, le maximum est de 9 proies à 3h le matin. Des valeurs intermédiaires sont observées au lever du soleil (7h le matin), témoignant d'une reprise d'activité de prédation d'une partie des juvéniles. La période de plus forte activité trophique se situe pendant la phase diurne. Ceci confirme les observations réalisées en apnée. Des groupes importants (plus de 200 individus) se forment le jour, période à laquelle ils exercent une forte prédation. La nuit, les individus sont isolés et inactifs. Au crépuscule et

à l'aube, en l'espace d'une dizaine de minute, sur le même site, nous assistons respectivement à la dispersion et la formation des groupes observés déjà dans la journée.

DISCUSSION

Le régime alimentaire des juvéniles d'oblade, Oblada melanura, est à base de copépodes, quelle que soit la classe de taille, et quelle que soit la station. Ils sont cependant ingérés majoritairement dans les stations à substrat rocheux alors qu'en station sableuse. ils partagent les contenus stomacaux avec les caprelles. A cette période estivale de l'année (juillet), les copépodes font partie des représentants majoritaires du plancton (Champalbert, 1996). Dans les zones à fonds rocheux, ils sont, en comparaison avec les ostracodes, les amphipodes et diverses larves, la nourriture la plus accessible pour les jeunes recrues d'oblade qui restent groupées à proximité du substrat. En revanche, en zone à dominance sableuse, la biomasse plus importante de la méiofaune benthique influence sensiblement la composition des contenus stomacaux avec la présence, parfois importante, de caprelles (Bodiou et Albert, 1991). Cette tendance se confirme par leur présence constante et massive dans les contenus stomacaux de tous les individus de chaque classe de taille. Les juvéniles trouvent, à la surface du sédiment, un certain nombre d'invertébrés de petites tailles en quantité importante. On observe également une augmentation de la diversité en taxons ingérés lorsque la taille des individus augmente, quelle que soit la station. Ces résultats montrent que les juvéniles d'oblade évoluent rapidement d'une alimentation peu diversifiée (quasi monospécifique) à un comportement trophique opportuniste. Ceci se traduit, à l'extrême, par du cannibalisme puisque des débris de poissons non encore digérés (têtes) ont été identifiés comme étant des restes d'oblades. Ce type d'alimentation se retrouve chez d'autres espèces de Sparidae (Diplodus annularis, D. bellottii, D. sargus) mais également dans d'autres familles (Labridae, etc.) recrutant à des périodes semblables (Arias et Drake, 1990). En ce qui concerne les espèces recrutant hors des périodes de bloom zooplanctonique (Diplodus puntazzo, D. vulgaris), la dominance des copépodes est moins importante et d'autres taxons (mysidacés, amphipodes, isopodes, etc.) apparaissent fréquemment dans les contenus stomacaux (Arias et Drake, 1990). Chez les téléostéens ayant une phase juvénile fortement liée au substrat meuble, les copépodes ne sont plus dominants dans les estomacs (Gobius sp., Halobatrachus didactylus, etc.). Les contenus stomacaux ont alors une charge pondérale plus importante en amphipodes, isopodes, mysidacés et polychètes qu'en copépodes (Villiers, 1979; Arias et Drake, 1990). L'opportunisme est largement répandu dans les processus alimentaires des poissons. Cependant, des études en milieu contrôlé ont montré chez le sar commun, Diplodus sargus, une sélection des proies quasi permanente, selon deux processus classiques; "le choix absolu", correspondant à l'affinité réelle des larves, et "le choix relatif", indiquant la gamme possible d'adaptation (Kentouri et Divanach, 1986). L'alimentation sélective a été également décrite en milieu naturel chez de nombreuses espèces (Blaxter, 1965; Feller et Kaczunski, 1975; Hunter, 1980). Les oblades doivent certainement être capables de sélectionner leurs proies mais il semble que, comme pour d'autres espèces, l'opportunisme alimentaire soit la condition indispensable à leur survie en milieu naturel. Cette opportunisme reflète une adaptation des juvéniles à la disponibilité des proies dans le milieu, à la morphologie du biotope, aux compétitions intra et interspécifiques, mais aussi à l'apprentissage (Rosecchi, 1985). Pour de nombreux auteurs, ces facteurs sont à la base de la structuration des communautés de poissons, mais la compétition pour l'espace,

et plus particulièrement pour la nourriture, aurait un rôle capital (Ross, 1986; Moreno et Castro, 1995). Dans le cas de l'oblade, les juvéniles possèdent le même préférendum de substrat pour le recrutement que les juvéniles de sar commun (*Diplodus sargus*) (Harmelin-Vivien et al., 1995), mais l'abondance des proies semble limiter la compétition pour la ressource trophique. Il faut rappeler également que les classes de tailles étudiées sont très faibles (entre 8 et 14 mm) et ne représentent que la première phase du recrutement des jeunes oblades où elles dépendent encore des ressources planctoniques. Le régime alimentaire des juvéniles venant de recruter est proche de celui des larves qui se nourrissent essentiellement de zooplancton.

Le rythme d'activité trophique suit un cycle nycthéméral fortement marqué. L'alimentation des juvéniles est exclusivement diurne, avec de fortes charges en proies entre 10 et 22h (TU+2), et les estomacs sont presque tous vides la nuit. Il semble que le comportement trophique des juvéniles soit déjà proche de celui des adultes dont l'activité est exclusivement diurne (Harmelin-Vivien et Harmelin, 1990). Le cycle nycthéméral des juvéniles est fortement marqué à l'inverse des larves pré-recrutantes dont la prise de nourriture est quasi permanente, essentiellement liée à leur position par rapport à la stratification de la colonne d'eau susceptible de concentrer les ressources trophiques (Lough et Mountain, 1996; Lough et al., 1996).

La phase de post-recrutement représente pour les juvéniles d'oblade une période de transition à la fois au niveau du régime alimentaire et du comportement. Pendant le recrutement, ils quittent la masse d'eau où ils étaient présents à l'état de larve pour intégrer le biotope des adultes et acquérir leurs comportements. Comme de nombreux processus biologiques (développement embryonnaire, etc.), l'acquisition de l'ensemble des caractères adultes chez les juvéniles n'est pas réalisée de façon simultanée. Les caractères qui n'entraînent pas de profondes modifications physiologiques ou morphologiques, peuvent être acquis rapidement. C'est le cas du comportement lié au rythme trophique. D'autres caractères, au contraire, sont acquis à la suite de modifications structurales et fonctionnelles nécessitant plus de temps. C'est le cas du régime alimentaire qui nécessite une adaptation importante de la dentition et de la structure du tractus digestif. Chez les oblades, les juvéniles prennent très tôt un rythme d'activité proche de celui des adultes bien que leur régime alimentaire soit encore proche de celui des larves.

Remerciements. - Les auteurs remercient Mme R. Lecomte-Finiger pour son aide dans la détermination des proies, M.S. Planes pour les critiques apportées au manuscrit, Mlle P. Renoux et M.O. Hertel pour la capture des juvéniles, ainsi que les arbitres qui ont revu cet article pour leur commentaires avisés.

RÉFÉRENCES

- ARIAS A.M. & P. DRAKE, 1990. Estados juveniles de la ictiofauna en los caños de las salinas de la bahia de Cadiz. 163 p. Instituto de Ciencias Marinas de Andalucia, Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Cadiz.
- BODIOU J.Y. & P. ALBERT, 1991. The meiobenthos of infralittoral fine sands off Banyuls-sur-Mer: quantitative data. Vie Milieu, 41(1): 11-20.
- BLAXTER J.H.S., 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. Rep. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest., 10: 79-88.
- CHAMPALBERT G., 1996. Characteristics of zooplankton standing stock and communities in the western Mediterranean Sea: relation to hydrology. Sci. Mar. Barc., 60(suppl. 2): 97-113.

- DOHERTY P.J. & T. FOWLER, 1994. An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. Science, 28: 935-940.
- FELLER R.J. & V.M. KACZUNSKI, 1975. Size selective predation by juvenile Chum Salmon (Onchorhynchus keta) on epibenthic prey in Buget sound. J. Fish. Res. Bd. Can., 32: 1419-1429.
- FISCHER W., SCHNEIDER M. & M.L. BAUCHOT, 1987. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire (zone de pêche 37). II. Vertébrés, 766 p. FAO, CEE Edit.
- FOWLER A.J., DOHERTY P.J. & D. McB. WILLIAMS, 1992. Multi-scale analysis of recruitment of a coral reef fish on the Great Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser., 82: 131-141.
- GARCIAS-RUBIES A. & E. MACPHERSON, 1995. Substrate use and temporal pattern of recruitment in juvenile fishes of the Mediterranean littoral. Mar. Biol., 124(1): 35-42.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. & J.G. HARMELIN, 1990. Guide des Poissons de la Méditerranée. 144 p. Paris: Delachaux & Niestlé.
- HARMELIN-VIVIEN M., HARMELIN J.G. & V. LEBOULLEUX, 1995. Microhabitat requirements for settlement of juvenile sparid fishes on Mediterranean rocky shores. *Hydrobiologia*, 300/301: 309-320.
- HUNTER J.R., 1980. The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. *In:* Fish Behavior and its Use in the Capture and Culture of Fishes (Bardach J.E., Magnuson J.J., May R.C. & J.M. Reinhart, eds), ICLARM Conf. Proc. 5, pp. 287-330. Manila, Philippines: ICLARM.
- KENTOURI M. & P. DIVANACH, 1986. Spectres alimentaires des larves de sparidés en conditions contrôlées. Sélectivité spécifique du Sar, Diplodus sargus. Bull. Ecol., 17(2): 71-78.
- LOUGH R.G. & D.G. MOUNTAIN, 1996. Effect of small-scale turbulence on feeding rates of larval cod and haddock in stratified water on Georges Bank. Deep Sea Res., 43(7-8): 1745-1772.
- LOUGH R.G., CALDARONE E.M., ROTUNNO T.K., BROUGHTON E.A., BURNS B.R. & L.J. BUCKLEY, 1996. - Vertical distribution of cod and haddock eggs and larvae, feeding and condition in stratified and mixed waters on southern Georges Bank, May 1992. Deep Sea Res., 43(7-8): 1875-1904.
- MARSHALL C.T. & K.T. FRANK, 1995. Density-dependent habitat selection by juvenile haddock (Melanogrammus aeglefinus) on the southwestern Scotian Shelf. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 52(5): 1007-1017.
- MORENO T. & J.J. CASTRO, 1995. Community structure of the juveniles of coastal pelagic fish species in the Canary Island waters. In: Int. Symp. on Middle-Sized Pelagic Fish (Bass C., Castro J.J. & J.M. Lorenzo, eds), Sci. Mar. Barc., 59(3-4): 405-413.
- ROSECCHI E., 1985. L'alimentation de Diplodus annularis, Diplodus sargus, Diplodus vulgaris et Sparus auratu (Pisces, Sparidae) dans le golfe du Lion et les lagunes littorales. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 49(3-4): 125-141.
- ROSS S.T., 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. Copeia, 1986(2): 352-388.
- VILLIERS L., 1979. Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez des formes juvéniles de Deltentosteus quadrimaculatus (Valenciennes) (Pisces: Gobiidae). Thèse de 3ème Cycle, 175 p. Univ. P. & M. Curie (Paris 6).

Reçu le 10.10.1997.

Accepté pour publication le 09.03.1998.